

Predadores de mosquitos

Sylvia Fischer¹
Barbara Byttebier¹
Raúl E. Campos²

¹Grupo de Estudio de Mosquitos, Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires y Departamento de Ecología, Genética y Evolución - CONICET, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA. Ciudad Autónoma de Buenos Aires

²Instituto de Limnología "Dr. Raúl A. Ringuelet", Universidad Nacional de La Plata - CONICET, CCT La Plata. La Plata, Buenos Aires.

sylvia@ege.fcen.uba.ar
bbyttebier@gmail.com
rcampos@ilpla.edu.ar

La depredación como mecanismo de regulación natural de las poblaciones de mosquitos fue aprovechada por el hombre para controlar especies molestas y/o vectores de patógenos causantes de enfermedades. Los estudios sobre depredación de mosquitos fueron abordados desde dos aspectos, por un lado con estudios de ecología descriptiva que permitieron conocer a los principales predadores y su incidencia en poblaciones naturales, y por otro, con fines de hallar predadores eficientes para ser utilizados en campañas de control. Estos últimos estudios se realizaron tanto en condiciones de laboratorio como en situaciones semi-controladas de campo.

Los estudios con fines de control fueron abordados principalmente con los estados inmaduros de mosquitos como presa, debido a que por su característica de desarrollarse en ambientes acuáticos, se encuentran circunscriptos a espacios mucho más acotados que los mosquitos adultos. Entre los protagonistas, los peces y los copépodos fueron los taxa con mejor impacto en las poblaciones de mosquitos, los peces en ambientes acuáticos en el

suelo, y los copépodos en recipientes artificiales. En Argentina, algunos estudios de ecología descriptiva abordaron la depredación de huevos de *Aedes aegypti*, detectándose artrópodos terrestres como los principales predadores. Otros estudios en donde se analizaron las comunidades acuáticas de macroinvertebrados, identificaron especies de insectos pertenecientes a diversos ordenes (Odonata, Coleoptera, Heteroptera y Diptera) como predadores de larvas de mosquitos. Los estudios referidos a la evaluación de predadores para la utilización en control de mosquitos, se focalizaron principalmente en *Girardia anceps* (Kenk) (Turbellaria), *Mesocyclops longisetus* (Thiébaud), *Macrocyclus albidus* (Jurine), *Acanthocyclops robustus* (Sars), *Diacyclops uruguayensis* (Kiefer) (Copepoda), *Cnesterodon decemmaculatus* (Jenyns) y *Jenynsia multidentata* (Jenyns) (Peces).

En este capítulo se hace una revisión de lo que se conoce hasta el momento de los distintos predadores sobre cada una de las etapas del ciclo de vida de los mosquitos, y se discuten las perspectivas de cada uno como herramienta de control biológico.

Introducción

Entre las interacciones biológicas en las que una especie se alimenta de otra, se define como depredación a los casos en los cuales un animal (el predador) mata y posteriormente ingiere a otro animal (la presa).

En este capítulo los estudios sobre predadores de mosquitos fueron abordados desde dos puntos de vista, por un lado el ecológico, que abarca aspectos como los patrones de coexistencia y dinámicas poblacionales de predadores y mosquitos, así como aspectos del comportamiento como las estrategias de captura y escape, selectividad, etc.; y por otro lado, desde la perspectiva de los predadores como herramienta para el control de las poblaciones de mosquitos

Aspectos ecológicos de la interacción de predadores con mosquitos

La depredación es reconocida como una de las principales fuerzas que estructuran las comunidades ecológicas, y está documentada sobre todas las etapas del ciclo de vida de los mosquitos. Sin embargo, esta interacción ha sido más ampliamente

estudiada para los estados acuáticos (larvas y pupas), cuya interacción con los predadores podría afectar la regulación poblacional de los mosquitos debido a procesos densodependientes (Juliano, 2007).

Los modelos teóricos y la evidencia empírica indican que estas interacciones se pueden ver afectadas por características como el tamaño, la estabilidad o la complejidad estructural del hábitat, y por las características del comportamiento de los predadores y de las presas. La complejidad estructural del hábitat (debida por ejemplo a la presencia de vegetación), afecta las interacciones entre los mosquitos y sus predadores, influyendo sobre la capacidad de estos últimos para detectar a las presas, y sobre la habilidad de las presas para refugiarse de los predadores (Juliano, 2009).

El tamaño y la estabilidad de los hábitats determinan el conjunto de predadores capaces de colonizarlos y/o persistir en ellos. Por ejemplo, los ambientes acuáticos temporarios albergan predadores con características como una alta capacidad de dispersión (por ejemplo mediante el vuelo) o una etapa del ciclo de vida resistente a la desecación. En cambio los ambientes permanentes no requieren de ellas, por lo que contienen mayor diversidad de predadores, y son los únicos que pueden sostener poblaciones de peces, considerados en algunos casos como los predadores tope. Una excepción a esto son los peces anuales, como por ejemplo los del género *Austrolebias*, que viven en ambientes temporarios y tienen huevos resistentes a la desecación (Berois et al., 2014). Estos son peces comunes en algunos ambientes acuáticos temporarios de Argentina, por ejemplo en charcos temporarios de Punta Lara se los ha encontrado compartiendo el hábitat con larvas de los géneros *Anopheles*, *Culex* y *Uranotaenia* (Campos, *ined.*). Por otra parte, los ambientes acuáticos extremadamente pequeños como fitotelmata solamente albergan predadores adaptados a espacios reducidos y a períodos de ayuno por escasez o falta de presas, algunos de los cuales además, presentan comportamiento de canibalismo, lo que redundaría en un bajo número de individuos debido a la alta competencia intraespecífica.

La mayor parte de los predadores acuáticos tienen una alimentación generalista, y pueden consumir tanto mosquitos inmaduros como otros tipos de presas presentes en el ambiente. Con respecto a su comportamiento, los predadores presentan un

rango amplio de estrategias para asegurarse la captura de la presa, incluyendo el uso de redes, el acecho o la persecución. Teniendo en cuenta estas estrategias se podrían diferenciar varias categorías de predadores, por ejemplo: Predadores de superficie (*Surface predators*), que se desplazan o nadan sobre la superficie del agua, como Hydrometridae y Veliidae. Predadores nadadores libres (*Free-swimming predators*) son aquellos que nadan en la columna de agua en busca de la presa, como copépodos, estados inmaduros de odonatos Zygoptera, Dytiscidae, larvas de mosquitos del género *Toxorhynchites* y del subgénero *Culex* (*Lutzia*), peces, etc. Predadores semi-terrestres (*Semi-terrestrial predators*), representados por algunos coleópteros, hormigas y arañas que capturan la presas acuáticas desde la superficie, o al momento de la emergencia del adulto (Kitching, 2004). Jenkins (1964) compendió los predadores de mosquitos en una lista discriminando aquellos que depredan sobre huevos, larvas y adultos, siendo Insecta la clase mejor representada en cuanto a diversidad. Posteriormente, Collins y Washino (1985) y Legner (1985) focalizándose en insectos y otros invertebrados respectivamente, actualizaron y discutieron sobre el uso de ellos en programas de control de mosquitos. Recientemente, Floore (2007) en una obra que incluyó otros organismos utilizados en el control de mosquitos, dedicó varios capítulos a predadores, destacándose los escritos por Marten y Reid (2007) sobre copépodos, Mogi (2007) y Quiroz-Martínez y Rodríguez-Castro (2007) sobre insectos y otros invertebrados, Focks (2007) y Schreiber (2007) sobre *Toxorhynchites* como agente de control en contenedores, Walton (2007) sobre peces larvívoros, y Marten (2007) sobre tortugas. Estos autores discuten sobre los beneficios y limitaciones de la utilización de predadores para el control de larvas de mosquitos en función del tipo de sitio de cría de las diferentes especies, su impacto en la salud pública y las consecuencias ambientales de su utilización.

En el presente capítulo se presentan distintos grupos de predadores de acuerdo con el estado de desarrollo de los mosquitos sobre el cual depredan, analizando los estudios realizados en Argentina.

Los predadores en el control biológico de las poblaciones de mosquitos

Los predadores pueden ser herramientas importantes en programas integrales de control de mosquitos, eliminando los estados inmaduros sin la necesidad del uso de pesticidas y la consecuente selección de resistencia en la población tratada. Un aspecto relevante en la relación predador-presa es el

grado de coincidencia temporal y espacial, el cual es un factor imprescindible en la dinámica de esa interacción, especialmente cuando el predador es monófago. La selección favorece al predador que está bien sincronizado con su presa, pero al mismo tiempo favorece a la presa que desarrolla estrategias

de escape que le permiten una mayor supervivencia. En base a esta premisa, es que la utilización de un predador que habitualmente no se encuentra en el mismo ambiente que la presa, podría funcionar como un agente de control efectivo debido a que la presa no ha desarrollado estrategias de escape a ese predador en particular. Sin embargo, la efectividad del predador no está garantizada, debido a que intervienen otros factores, como por ejemplo la existencia de presas alternativas más palatables o de fácil captura que la especie blanco, que podrían disminuir la eficiencia en el control de la especie blanco. De este modo, seleccionar un predador efectivo para un tipo específico de presa, requiere de estudios que abarquen una cantidad de aspectos ecológicos y biológicos antes de ser elegido como agentes de control biológico.

En relación al control de mosquitos, recientemente surgieron evidencias empíricas y teóricas convincentes de que los escenarios más deseables de la interacción predador-presa son los equilibrios inestables con extinciones locales de la presa. Algunas de las características deseables para un enemigo natural efectivo en el control de los mosquitos inmaduros son: a) que puedan consumir desde los primeros estadios larvales, pero que ingieran preferentemente los últimos estadios acuáticos, para evitar los efectos compensatorios de la reducción de las interacciones competitivas entre las presas sobrevivientes (Juliano, 2007); b) que tengan preferencia por los mosquitos inmaduros por sobre otras presas alternativas que muchas veces son muy abundantes en los hábitats naturales (Quiroz-Martínez y Rodríguez-Castro, 2007), pero que también sean capaces de persistir en el ambiente mediante el consumo de presas alternativas luego de que sea eliminada la especie blanco (Juliano 2007) y c) que las tasas de consumo sobre la presa blanco no disminuyan a bajas densidades ni se saturen a altas densidades de dicha presa (Quiroz-Martínez y Rodríguez-Castro, 2007).

En varios estudios se ha mencionado alguno de estos aspectos en especies de predadores, principalmente de coleópteros, heterópteros, peces y crustáceos presentes en distintas regiones. Los resultados obtenidos muestran variabilidad entre distintos predadores en la preferencia por especies de presa. Algunos de los predadores estudiados mostraron una preferencia por larvas de mosquitos, como por ejemplo los heterópteros *Notonecta undulata* Say (Ellis y Borden 1970) y *Buena antígona* (Kirkaldy) (Perez Serna et al., 1996). Para otros en cambio se ha observado mayor preferencia por otras presas, como por ejemplo los coleópteros *Ilybius ater* (Deg.), *Ilybius fuliginosus* Erichson, *Colymbetes paykulli* Erichson

(Lundkvist et al., 2003), *Laccophilus fasciatus* Aubé (Charles et al., 1998). Con respecto al tipo de respuesta funcional (variación de la tasa de consumo en función de la densidad de presas), puede diferir entre distintas especies de predadores (Juliano, 2001), pero también se ha demostrado que para un mismo predador el tipo de respuesta funcional puede variar dependiendo de situaciones como la complejidad estructural del ambiente y la presencia de refugios para las presas (Peckarsky, 1984) o de la disponibilidad de presas alternativas (Colton, 1987; Chesson, 1989). Por otra parte, para varias especies de predadores se registraron diferencias en las tasas de consumo en función del tamaño de las presas (por ejemplo para distintos estadios larvales de mosquitos) (Shaalán et al., 2007) y también en función del estadio del desarrollo de los predadores (Ellis y Borden, 1970), lo cual resalta la necesidad de estudiar el comportamiento de un predador en sus distintas etapas del desarrollo.

Otro aspecto a considerar en el control de poblaciones de mosquitos son los efectos no letales, ya que los predadores no afectan a las presas solamente por consumo. En respuesta a la depredación o al riesgo de la misma, las presas pueden modificar sus rasgos fenotípicos para reducir el riesgo de depredación. Estos efectos se deben a cambios en el comportamiento, morfológicos, del desarrollo o fisiológicos debidos a la presencia de predadores, y pueden tener como consecuencia un costo sobre su capacidad de alimentarse, una reducción en la fecundidad o un retraso en la reproducción (Juliano, 2007). Algunos de los cambios en el comportamiento en respuesta a la presencia de predadores son el escape a largo plazo, que se expresa principalmente en la elección de los sitios de oviposición, y el escape a corto plazo, que implica modificaciones en el comportamiento que les permiten a las presas pasar desapercibidas en presencia de un predador (Samanidou-Voyadjoglou et al., 2007).

Con respecto a los mecanismos de escape a corto plazo (cambios de comportamiento de las larvas), se han realizado estudios sobre varias especies de mosquitos, principalmente desde dos puntos de vista. El primero se relaciona directamente con los cambios en el comportamiento que se registran en las larvas en presencia de predadores o de señales químicas que indican la presencia de los mismos. Estos cambios se expresaron principalmente en la reducción de los movimientos, menor tasa de alimentación (Juliano y Gravel, 2002) y en un mayor uso de los refugios en presencia de predadores (Sih, 1986). También se observó que especies como *Culex pipiens* y *Aedes triseriatus*, con una historia evolutiva de mayor coexistencia con predadores, mostraban res-

puestas más ajustadas que especies como *Ae. aegypti* o *Aedes albopictus*, que en general no coexisten con los predadores (Sih, 1986; Kesavaraju y Juliano, 2004).

El segundo aspecto que se ha evaluado es el efecto que tienen los predadores sobre el éxito reproductivo de los individuos, evaluado a través de atributos como el tiempo de desarrollo, la supervivencia y el tamaño de las pupas o los adultos. Tanto para *Cx. pipiens* en presencia de *Notonecta glauca* (Beketov y Liess, 2007), como para *Ae. triseriatus* en presencia

de *Toxorhynchites rutilus* (Coquillett) (Hechtel y Juliano, 1997) se registró un incremento en los tiempos de desarrollo y una reducción en la supervivencia y en la masa pupal, mostrando evidencias del costo de escape de los predadores para estas especies.

Los estudios realizados sugieren que hay diferencias en el impacto no letal de los predadores sobre distintas especies de mosquitos, y que éste depende entre otras cosas de la historia evolutiva común que tiene cada especie con los predadores.

Predadores de huevos de mosquitos

Entre los predadores de huevos de mosquitos se destacan dos tipos, terrestres y acuáticos. Los primeros depredan principalmente huevos de Aedini debido a que estos poseen la capacidad de permanecer fuera del agua cuando los hábitats se secan, en cambio los huevos de los otros mosquitos, son vulnerables a predadores acuáticos por permanecer en el agua desde su postura hasta su eclosión.

Entre los predadores se han citado Moluscos (*Bullinus pectorosus* Conrad), Acarina (*Trombicula alfreddugesi* Oudemans, *Trombicula batatas* L., *Trombicula goldii* (Oudemans), *Trombicula splendens* Ewing, *Limnesia jamurensis* Oudemans, *Trombicula alleei* Ewing), insectos pertenecientes a los ordenes Psocoptera, Hymenoptera y Coleoptera (Carabidae) (Jenkins, 1964), Blattodea (*Periplaneta americana* L.) (Russell et al., 2001), Culicidae (*Toxorhynchites* spp.) (Kazana et al., 1983; Linley y Darting, 1993; Campos y Lounibos, 2000) y anfibios (*Rana* sp.) Laird (1947).

Entre los citados predadores de huevos, los ácaros son los mejores conocidos en cuanto a diversidad. Los representantes de la familia Trombiculidae son terrestres, muchos de ellos reconocidos como plagas de productos almacenados, sus larvas se alimentan de piel y son conocidos por atacar al hombre y producirle escozor. Representantes de otras familias acuáticas, agrupadas bajo la denominación de Hydrachnididae, en su estado larval, son ectoparásitos de insectos acuáticos y semi-acuáticos, mientras que en el estado de deutoninfa y adulto, son predadores de huevos y larvas de insectos, entre los que están incluidos los mosquitos (Esteve et al., 2007). Laird (1947) reportó que *L. jamurensis* (Hygrobatidae) es capaz de consumir huevos de *Anopheles farauti* Laveran y *Culex pullus* Theobald en condiciones de laboratorio, y concluye que estos ácaros juegan un importante rol como predadores de los estados tempranos de estos mosquitos, basándose en los resultados de un

experimento donde observó que *L. jamurensis* depreda larvas del primer estadio, que captura mientras nada en superficie. Mullen (1975) en un ensayo de laboratorio en donde ofreció varios invertebrados acuáticos a deutoninfas y adultos de *Thyas barbigera* Viets y *Thyas stolli* Koenike (Thyasidae), observó que una de las presas preferidas fueron los huevos de mosquitos. Este autor destaca que los huevos de *Aedes stimulans* (Walker) atacados por esos ácaros presentaron tres tipos de daño: (1) un orificio pequeño simétrico de 40 micras cuyo borde se elevó ligeramente, ubicado en el extremo posterior del huevo; (2) huevos con una ranura longitudinal de 80 a 320 micras, con bordes relativamente lisos y rizados hacia adentro y (3) el tercero y más frecuente daño, se caracterizó por huevos desgarrados a lo largo, produciendo bordes multilaterales dentados e irregulares. Estas diferencias, las atribuyó a la edad de los huevos en el momento de ser depredados. Los dos primeros tipos de daño se correlacionaron con huevos jóvenes cuyo corion aún no se había oscurecido completamente, mientras que el tercer tipo correspondió a huevos bien esclerotizados cuyo embrión ya se había formado. Menciona además que en los dos primeros casos, debido a que el embrión aún no se había desarrollado, los orificios pequeños eran suficientes para que el ácaro pueda extraer los nutrientes del huevo.

Varias especies de insectos de diversos ordenes fueron reportados como predadores de huevos de mosquitos, aunque algunos de ellos sobre huevos almacenados. Bacot (1916) reportó Psocoptera, como predadores de huevos de *Ae. aegypti* almacenados; sin embargo, Jenkins (1964) lo pone en duda y menciona que debido a que esos insectos se alimentan de hongos, puede que hayan estado comiendo los hongos que se desarrollan con frecuencia sobre los huevos almacenados. Russell et al. (2001) mencionan haber observado a la cucaracha *P. americana* depredando huevos de *Ae. aegypti* en

hábitats subterráneos. Buxton y Hopkins (1927) en Christophers (1960), hallaron hormigas llevándose huevos de *Aedes variegatus* Schrank, y Lee et al. (1994) y Burnham et al. (1994) reportaron hormigas de la especie *Solenopsis invicta* Buren, depredando huevos de *Ae. albopictus* y *Psorophora columbiae* (Dyar y Knab) en laboratorio y durante un experimento en condiciones de campo.

Los coleópteros registrados como predadores de huevos de mosquitos pertenecen a la familia Carabidae (terrestres) fueron hallados depredando huevos de diferentes especies de *Aedes*. Las especies de esta familia reportadas por Jenkins (1964) son *Agonum pusillum* Stephens, *Bembidion* sp. *Pterostichus algidus* LeConte, y *Trechus chalybaeus* Dejean (Mogi, 2007).

Un caso particular de predadores de huevos de mosquitos son las larvas del género *Toxorhynchites* quienes son capaces de depredar sobre huevos de su misma especie. Estas larvas se conocen por ser de gran tamaño y presentar comportamientos de depredación y canibalismo. Todas las especies de ese género son habitantes exclusivos de fitotelmata y ocasionalmente de contenedores artificiales. El primer reporte de depredación de huevos en una especie de *Toxorhynchites* fue realizado por Kazana et al. (1983), quienes observaron restos en el contenido del tubo digestivo de larvas de *Toxorhynchites theobaldi* sin poder precisar si se trataba de huevos de su misma especie. Mientras que el primer registro de canibalismo de huevos fue el de Linley (1988), quien observó larvas de *Toxorhynchites amboinensis* (Doleschall) capturando los huevos de su misma

especie, inmediatamente luego de ser puestos por las hembras sobre la superficie del agua. Posteriormente, se cuantificó ese comportamiento en *Tx. amboinensis*, *Toxorhynchites splendens* (Wiedemann), *Toxorhynchites brevipalpis* Theobald (Linley y Duzak, 1989) y *Toxorhynchites rutilus rutilus* (Linley, 1989). Más tarde, Chadee y Small (1991) reportaron que *Toxorhynchites moctezuma* (Dyar y Knab) también depreda huevos de su misma especie. Un estudio más detallado de ese comportamiento, fue realizado por Linley y Darting (1993) mediante un experimento en laboratorio, en donde observaron y describieron los movimientos que realizan las larvas del estadio cuatro de *Tx. amboinensis* y *Tx. r. rutilus* durante la captura de los huevos que flotan sobre la superficie del agua. Por otro lado, Campos y Lounibos (2000) reportaron la depredación de huevos de *Tx. rutilus* en condiciones de campo, observada durante un estudio sobre la mortalidad y expectativa de vida de esta especie en huecos de árboles, atribuyendo al canibalismo como una de las principales causa de mortalidad. Respecto de los anfibios, Laird (1947) mediante un experimento en el laboratorio, observó que los renacuajos de *Rana* sp. depredaron huevos de *An. farauti* Laveran y *Cx. pullus* Theobald. Sin embargo, destaca que las pocas larvas y huevos destruidos observados durante esa investigación, parecían ser encontrados por casualidad por los renacuajos que se alimentaban en la superficie. Este autor menciona, basándose en estudios de campo y laboratorio, que los renacuajos podrían ser de poca relevancia como predadores de mosquitos.

Reseña de los estudios sobre predadores de huevos de mosquitos en Argentina

Los estudios sobre depredación de huevos de mosquitos en Argentina, son escasos y se remiten mayoritariamente a insectos, siendo uno solo el que hace referencia a vertebrados.

Los estudios sobre predadores de *Ae. aegypti* sugieren que estos ejercen un rol importante en la reducción de huevos de esta especie. Se realizaron tres estudios, uno en Resistencia, Provincia de Chaco (Giménez et al., 2015) y dos en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires (Byttebier y Fischer, 2010; Fischer et al., 2011), en los cuales se expusieron huevos durante tres meses en el período invernal, y posteriormente se estimó la cantidad de

huevos perdidos. Los resultados muestran una disminución de la abundancia de huevos tanto en Resistencia como en la ciudad de Buenos Aires (Fig. 1). Una de las explicaciones para estas pérdidas es la acción de predadores, teniendo en cuenta la pérdida agregada de huevos en algunos soportes en el estudio de Resistencia (Giménez et al., 2015), y la detección inesperada de posibles predadores en los dispositivos experimentales en Buenos Aires (Byttebier y Fischer, 2010). Los potenciales predadores identificados fueron: Dermaptera (Forficuloidea), Hymenoptera (Formicidae) e Isopoda (Bathytropidae).

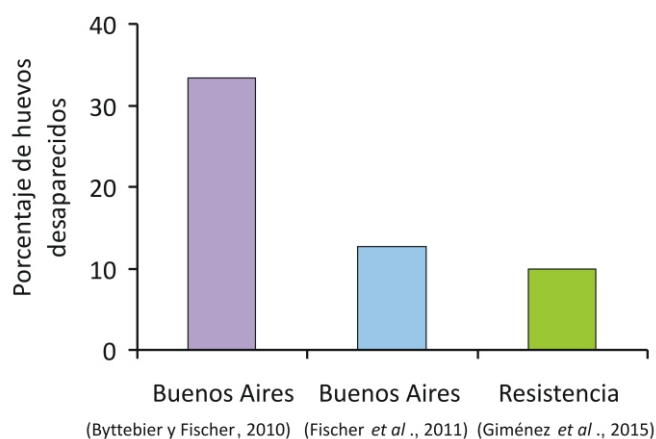


Figura 1: Porcentaje de huevos de *Aedes aegypti* perdidos luego de su exposición invernal en condiciones naturales en distintos estudios.

En estudios posteriores se evaluó la dinámica temporal de la pérdida de huevos durante el invierno y la composición de potenciales predadores asociados a dicha pérdida en la ciudad de Buenos Aires (Byttebier, *ined.*). Los resultados muestran que la pérdida fue mayor a finales del otoño y del invierno posiblemente debido a las temperaturas más elevadas en esos períodos, que habrían favorecido la actividad de los artrópodos y en particular la de los predadores de huevos del mosquito. Los resultados también indicaron una asociación positiva entre la proporción de huevos desaparecidos y los isópodos de la especie *Armadillidium vulgare* Latreille, y los dermápteros de la familia Forficulidae. En particular los individuos de *A. vulgare* fueron capturados

durante toda la temporada invernal y en altas abundancias, por lo tanto podrían reducir el número de huevos en momentos en que la población del mosquito se encuentra más vulnerable, además que suelen encontrarse en ambientes asociados con los sitios de cría de *Ae. aegypti*. En cambio el número de ejemplares de Dermaptera capturados fue considerablemente más bajo.

Estos dos predadores potenciales, fueron seleccionados para los ensayos en laboratorio en los que se expuso en forma conjunta un número conocido de huevos de *Ae. aegypti* con un individuo del predador a evaluar. Ambos predadores consumieron huevos de mosquito en cantidades similares. El consumo promedio de *A. vulgare* por individuo fue de 11,1 huevos/día, mientras que el de los dermápteros fue de 10,5 huevos/día. Es la primera vez que se evidencia a este grupo como un predador de huevos de mosquitos.

Si bien en este estudio ningún género de hormigas ni el orden Blattodea pudo ser asociado con la pérdida de huevos durante el invierno en Buenos Aires, las diferencias con lo observado en otras regiones (Buxton y Hopkins, 1927; Burnham et al., 1994; Lee et al., 1994; Russell et al., 2001) ameritan realizar estudios complementarios.

En el contexto de un estudio sobre *C. decemmaculatus* como control de las poblaciones de *Cx. pipiens* se observó que estos peces, en zanjas de drenaje de los alrededores de la ciudad de La Plata, consumen balsas de huevos recién puestos (Tranchida et al., 2010).

Predadores de larvas de mosquitos

Se conocen numerosos taxa de insectos que son predadores naturales de larvas de mosquitos muchos de ellos listados en el artículo pionero de Jenkins (1964). Durante los años sucesivos esa lista se fue incrementando; sin embargo, solo algunas especies pertenecientes a los órdenes Odonata, Hemiptera, Coleoptera y Diptera han sido evaluados como potenciales herramientas de control biológico de mosquitos. Los estudios de laboratorio y las evaluaciones a campo mostraron que algunas especies de odonatos y los culícidos del género *Toxorhynchites* resultaron ser los más eficientes para el control de especies del género *Aedes*, en particular aquellas que se desarrollan en microambientes naturales y artificiales. La eficiencia de los predadores en ambientes temporarios y permanentes no ha sido tan satisfactoria, debido a que intervienen otros factores diferentes a los de los contenedores, que disminuyen el encuentro y la captura de la presa, como por ejem-

plo la posición del predador y la presa en la columna de agua; la presencia de vegetación que permite a la presa refugiarse; o la presencia de presas alternativas diferentes a los mosquitos que pueden ser preferidas o seleccionadas por el predador.

La potencial utilización de copépodos como predadores de larvas de mosquitos se remonta a 1981, cuando Riviére y Thirel (1981) observaron que el número de larvas de *Ae. aegypti* y *Aedes polyne-siensis* Marks fue ampliamente reducido en ovitram-pas que contenían *Mesocyclops aspericornis* (Daday); sin embargo, el rol depredador de los copépodos sobre larvas de mosquitos ya era conocido desde principio del siglo XX (ej. Daniels, 1901; Lewis, 1932). Marten y Reid (2007) mencionan que los copépodos Cyclopoidea son los invertebrados más eficientes en el control de larvas de mosquitos, sumado a que la producción en masa es relativamente fácil y económica. Estos autores además des-

tacan que los copépodos de mayor tamaño, de más de 1,4 mm, son los más adecuados para el control de larvas mosquitos, siendo efectivos predadores de larvas del primer estadio, y pudiendo cada copépodo matar a más de 40 larvas de *Aedes* por día. Sin embargo, no son tan eficientes con otras especies pertenecientes a los géneros *Anopheles* y *Culex*.

Los estudios a campo, en hábitats en donde se desarrollan las especies de *Anopheles*, *Culex* y *Aedes* de charcos de inundación, han mostrado que las poblaciones naturales de copépodos pueden reducir considerablemente la producción de mosquitos, aunque no eliminarla como se observó en *Aedes* que se desarrollan en contenedores (Marten y Reid, 2007).

Los peces larvívoros han sido ensayados en laboratorio y en condiciones de campo semicontroladas con el fin de hallar especies efectivas para utilizar en los programas de control de mosquitos. Se han reportado más de 253 especies de peces de agua dulce y salobre como predadores de larvas de mosquitos (Walton, 2007), pertenecientes a familias de la clase Actinopterygii, con distribución en regiones

templadas y tropicales. Varias especies fueron reportadas como efectivas en la reducción de la abundancia de mosquitos en sus hábitats naturales y otras han mostrado ser eficientes en hábitats en donde fueron introducidas. Las especies del género *Gambusia* Poey han sido utilizadas en control de larvas de mosquitos por más de 100 años, siendo *Gambusia affinis* (Baird y Girard) y *Gambusia holbrooki* Girard las que mejores resultados han otorgado en los programas de control. Ambas especies han sido introducidas en varios países, obteniéndose resultados diferentes dependiendo de los ambientes y la fauna nativa. Sin embargo, no en todos los hábitats en donde fueron introducidos, se comportaron como efectivos agentes de control de mosquitos (Gratz et al., 1996; Rupp, 1996). Esto se debe a que algunos factores bióticos, como la mortalidad causada por predadores (peces piscívoros y aves) (Britton y Moser, 1982), densidad de vegetación acuática (Swanson et al., 1996), y otros abióticos, como factores físico-químicos (pH, temperatura, oxígeno disuelto, etc.) y contaminantes (Swanson et al., 1996), afectan la eficiencia de estos peces.

Reseña de los estudios sobre predadores de larvas de mosquitos en Argentina

En Argentina hay numerosos organismos que son predadores y que comparten el hábitat con mosquitos inmaduros. La coexistencia depende fundamentalmente de las características del hábitat (tamaño, permanencia, forma y tipo de sustrato), que determina cuáles son las especies de predadores y de mosquitos que pueden colonizar cada uno de ellos. Sin embargo, aún en los casos en los que se registra coexistencia de los predadores con los mosquitos inmaduros en condiciones naturales, y/o se demuestra la efectiva capacidad de consumir larvas de mosquitos en laboratorio, no necesariamente se comprueba que los predadores controlan efectivamente las poblaciones de mosquitos en la naturaleza, ya que las interacciones son complejas y dependen del tipo de ambiente, en algunos de los cuales es difícil de cuantificar.

Los recipientes artificiales son tal vez los hábitats que menor cantidad y diversidad de predadores albergan, con excepción de algunos de gran tamaño. Si bien no conocemos estudios específicos sobre los predadores de mosquitos en recipientes artificiales, observaciones personales en la Región Metropolitana de Buenos Aires (RMBA) confirman la presencia frecuente de algunos insectos en piscinas en desuso, como por ejemplo Odonata (larvas de Anisoptera y Zygoptera), Coleoptera (larvas de hidrófilos como *Tropisternus* sp. y larvas y adultos de

ditiscidos como *Rhantus* sp.) y Heteroptera (adultos de belostomátidos como *Belostoma* sp., y de notonéctidos como *Notonecta sellata* Fieber y *Buenoa fuscipennis* (Berg), estos últimos a veces en muy altas abundancias). Es posible que esta lista se amplíe notablemente si se llevan a cabo estudios intensivos.

Los recipientes naturales como las fitotelmas también albergan una gran diversidad de predadores, si bien hay muy pocos estudios sobre ellos. Entre los predadores que pueden colonizar estos hábitats se encuentran larvas de odonatos (*Mecistogaster amalia* (Burmeister), *Leptagion andromache* Hagen in Selys) (Muzón et al., 2009; 2010), adultos de coleópteros Dytiscidae (*Copelatus* sp., *Liodes* sp.), larvas de Hydrophilidae (*Enochrus* sp. y *Paracymus* sp.) (Campos y Fernández, 2011), larvas de dípteros Culicidae (*Toxorhynchites bambusicolus*, *Toxorhynchites guadeloupensis*, *Runchomyia reversa*, *Sabethes aurescens*, *Sabethes identicus*, *Sabethes undosus*), Corethrellidae (*Corethrella* sp.), Dolichopodidae (*Systemus* sp.), Ceratopogonidae (*Culicoides* spp.) y Periscleridae (*Stenomicro* sp.) (Campos, 2013; Campos, 2016a; Campos, 2016b). De los predadores citados, los odonatos son considerados los de mayor nivel en las redes tróficas (*top predator*).

A diferencia de los recipientes (artificiales o naturales), los hábitats superficiales como lagos,

lagunas, humedales y planicies de inundación, zanjías y charcos han sido más estudiados en relación a los organismos que albergan, en parte porque forman parte del universo que habitualmente consideran los limnólogos. Entre los predadores presentes en estos hábitats se incluyen grupos tan diversos como peces, crustáceos, insectos y otros invertebrados, si bien no todos los grupos están presentes en todos los tipos de ambientes acuáticos. Un estudio longitudinal en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires

(Alvarez Costa, 2013) demostró que en lagunas permanentes se registra mayor abundancia de predadores de gran tamaño (longitud > 12 mm) entre los que se destacan los peces de la especie *C. decemmaculatus*, en lagunas y charcos semipermanentes predominan los predadores grandes y medianos (longitud 3-12 mm), y en los ambientes temporarios predominan los predadores más pequeños (longitud < 3 mm) (Tabla 1).

Tabla 1: Abundancias relativas de predadores de tamaño grande (g), mediano (m) y pequeño (p) en hábitats acuáticos de la Ciudad de Buenos Aires (tomado de: Álvarez Costa, 2013). Los signos se refieren al número de ejemplares en las muestras. - : sin ejemplares; +: 1-9 ejemplares; ++: 10-99; +++: 100-999; ++++: más de 1000 ejemplares.

Taxón	Tamaño	Hábitat		
		Permanente	Semipermanente	Temporario
Invertebrata				
Maxillopoda				
<u>Copepoda</u>	p	++++	++++	++++
Hirudinea	m	++	-	+
Insecta				
<u>Odonata</u>				
Libellulidae	g	+	-	-
Aeshnidae	g	-	+	-
Coenagrionidae	g	++	++	-
Lestidae	g	-	+	-
<u>Hemiptera</u>				
<i>Belostoma</i> sp	g	+	+	+
<i>Buenoa</i> sp	m	+++	+++	-
<i>Notonecta</i> sp	m	++	++	-
<u>Coleoptera</u>				
<i>Desmopachria</i> sp	p	+	+	+
<i>Laccophilus</i> sp	m	+	++	-
<i>Liodessus</i> sp	p	+	++	++
<i>Rhantus</i> sp	m	-	++	+
<i>Berosus</i> sp	m	+	-	+
<i>Enochrus</i> sp	p	-	+	+
<i>Tropisternus</i> sp	m	-	++	+
Arachnidae - Acari				
Hydrachnidae	p	+	++	+
Vertebrata				
Cyprinodontiforme				
<i>Cnesterodon decemmaculatus</i>	g	++++	+++	-

A continuación se detallan los estudios realizados sobre distintos grupos taxonómicos con el objetivo de conocer su potencial para controlar o reducir las poblaciones de mosquitos inmaduros. Algunos resultados relevantes para el control de mosquitos inmaduros se detallan en la Tabla 2.

Turbellaria: en un estudio realizado en la región metropolitana de Buenos Aires, Tranchida et al. (2009a) encontraron tres especies de dos familias: *Bothrosomostoma* cf. *evelinae* Marcus y *Mesostoma ehrenbergii* (Focke) (Typhloplanidae), y *G. anceps* (Dugesiiidae) en charcos temporarios coexistiendo

con mosquitos inmaduros de las especies *Aedes albifasciatus* y *Culex dolosus*. En hábitats permanentes se hallaron *B. cf. evelinae* y *G. anceps* asociados a la vegetación flotante y junto con *Cx. dolosus* y *Culex eduardoi*. Ninguno de estos turbelarios fueron hallados en arrozales, zanjas de desagüe, recipientes artificiales o axilas de hojas de plantas. Las tres especies fueron capaces de consumir larvas de *Ae. albifasciatus*, *Cx. dolosus*, *Ae. aegypti* y *Cx. pipiens*, y en todos los casos la tasa de consumo varió dependiendo del estadio larval de la presa. La mayor tasa de consumo fue registrada para *G. anceps*, cuyos individuos consumieron menos larvas de estadios avanzados (entre 8 y 10 larvas/día) que larvas de estadios iniciales, para las cuales el consumo dependió del tamaño del predador, siendo de 10-13 larvas/día para predadores pequeños (<0,5 cm de largo) y de 17-20 larvas/día para predadores más grandes (>0,5 cm de largo). El consumo de *M. ehrenbergii* fue menor, de 8-12 larvas/día de cualquier estadio para los predadores más grandes, mientras que los predadores de menor tamaño consumieron un mayor número de larvas pequeñas (entre 8-11 larvas/día) que de larvas grandes (4-6 larvas/día). *Bothromesostoma cf. evelinae* fue el predador que menos larvas consumió, y todos los individuos estudiados fueron de tamaño pequeño. El consumo de larvas de los estadios I, II y III fue de 6-7 larvas/día, significativamente mayor que el consumo de larvas de estadio IV que alcanzó las 3-4 larvas/día. Ninguno de los tres predadores estudiados mostró preferencia entre larvas de *Ae. aegypti* y de *Cx. pipiens*. La tasa de consumo de *G. anceps* y de *B. cf. evelinae* se mantuvieron constantes durante cinco días, mientras que *M. ehrenbergii* disminuyó su consumo luego de cuatro días de consumo constante. Con respecto a su tolerancia a condiciones adversas, tanto *G. anceps* como *M. ehrenbergii* sobrevivieron y pudieron poner huevos luego de un período de 20 días de sequía, en tanto que los individuos de *B. cf. evelinae* no sobrevivieron más de 10 días a la sequía. Las tres especies sobrevivieron 20 días en agua colectada de recipientes artificiales en cementerios, y la supervivencia fue máxima para *G. anceps*, intermedia para *M. ehrenbergii*, y baja para *B. cf. evelinae*. Teniendo en cuenta sus altas tasas de consumo sostenido en el tiempo, y su mayor capacidad de sobrevivir a la desecación y reproducirse, *G. anceps* fue evaluado como el mejor candidato para estudios de control de mosquitos. En un experimento posterior de un mes de duración, para evaluar el efecto de *G. anceps* en recipientes artificiales sobre la emergencia de mosquitos adultos, Tranchida *et al.* (2014), observaron que la presencia de los predadores tuvo como consecuencia una reducción significativa en la producción

de adultos de *Ae. aegypti* y de *Cx. pipiens* tanto en recipientes pequeños (tipo ovitrampas) como en cubiertas de automóvil, y tanto a densidades iniciales altas y bajas de larvas. En un experimento de mayor duración se estudió la fluctuación estacional en la abundancia de larvas en recipientes con y sin el predador. Los resultados mostraron abundancias casi nulas de *Ae. aegypti* en los recipientes conteniendo *G. anceps*, mientras que en los controles, la abundancia de este mosquito fue máxima (115 larvas/0,5 litro de agua) en marzo. En cambio para *Cx. pipiens* no se registró el mismo efecto, observándose abundancias similares en recipientes con *G. anceps* y en los controles. Se sugirió que *G. anceps* podría ser utilizada como herramienta de control principalmente para *Ae. aegypti* en recipientes pequeños, ya que su capacidad predatoria podría verse disminuida en recipientes de gran tamaño como tanques donde los mosquitos fácilmente podrían escapar de su alcance.

Crustacea: se han estudiado dos grupos de predadores como potenciales agentes de control de mosquitos inmaduros: los Decapoda y los Copepoda Ciclopoidea.

Decapoda: dos especies pertenecientes a este Orden fueron estudiadas, *Macrobrachium borellii* Nobili y *Palaemonetes argentinus* Nobili, ambos frecuentes en la planicie de inundación del río Paraná. La dieta de *M. borellii* en condiciones naturales es omnívora, consumiendo algas y distintos grupos de invertebrados incluyendo oligoquetos, crustáceos e insectos bentónicos o asociados a la costa. En este estudio realizado en una laguna somera de la planicie de inundación del río Paraná, no se registró coexistencia de *M. borellii* con mosquitos inmaduros, por lo cual no es posible saber si este crustáceo los consume en condiciones naturales (Collins y Paggi, 1998). En laboratorio se comprobó la capacidad de consumir entre 12 y 38 larvas de mosquitos por día cuando era el único alimento ofrecido, y dependiendo del tamaño del predador (Collins, 1998). Para *P. argentinus* se observó, en un estudio realizado en condiciones naturales, una alimentación omnívora consumiendo algas y distintos grupos de invertebrados incluyendo oligoquetos, crustáceos e insectos bentónicos o asociados a la costa. Al igual que para *M. borellii*, en el estudio realizado en una laguna somera de la planicie de inundación del río Paraná, no se registró coexistencia del predador con mosquitos inmaduros (Collins, 1999). En condiciones de laboratorio el consumo puede alcanzar hasta 20 larvas por día cuando es el único alimento y es ofrecido en exceso (Giri y Collins, 2003).

Copepoda Ciclopoidea: si bien son caracte-

rísticos de cuerpos de agua superficiales como charcos temporarios o lagunas permanentes, los estudios realizados evaluaron su aplicación para el control de mosquitos inmaduros en recipientes artificiales. Las especies de copépodos que coexisten naturalmente con mosquitos inmaduros en ambientes acuáticos permanentes en la provincia de Buenos Aires son: *M. longisetus*, *M. albidus*, *A. robustus*, y *Metacyclops mendocinus* (Wierzejski), y en charcos temporarios: *Mesocyclops annulatus* (Wierzejski) y *D. uruguayensis* (Tranchida et al., 2009b). Todas estas especies fueron capaces de consumir larvas de mosquitos en condiciones de laboratorio. Para cuatro de estas especies se realizaron estudios más detallados y se observó que el consumo total difirió según la especie del predador y el estadio de presa ofrecido. *M. longisetus* y *M. albidus* fueron capaces de consumir larvas de los cuatro estadios, tanto de *Ae. aegypti* como de *Cx. pipiens*, aunque el consumo de los primeros estadios fue mayor que el de los últimos, siendo de unas 12-14 larvas I/día y de unas 7-10 larvas II/día. En cambio *A. robustus* y *D. uruguayensis* sólo consumieron larvas de los primeros estadios de ambas especies de mosquitos, alcanzando consumos de unas 5-6 larvas I/día y 3-5 larvas II/día. Los adultos de *M. longisetus*, *A. robustus* y *D. uruguayensis* mostraron una supervivencia alta a la desecación del ambiente durante 30 días, y en cambio los de *M. albidus* murieron luego de 15 días. Entre las cuatro especies analizadas, *A. robustus* mostró una mayor tolerancia a la exposición en agua colectada en floreros de un cementerio, en tanto que *D. uruguayensis* y *M. longisetus* y *M. albidus* tuvieron mortalidades de entre 20 y 40 % en el mismo período (Tranchida et al., 2009b).

Entre las especies de copépodos que coexisten con mosquitos en la provincia de Buenos Aires, la más estudiada es *M. annulatus*. En estudios de laboratorio se comprobó la capacidad de consumir larvas del primer estadio de *Ae. aegypti* como de *Cx. pipiens* (Micieli et al., 2002). En el mismo estudio se concluyó que la capacidad de consumo varía en función de la disponibilidad de alimento alternativo (se reduce casi totalmente en presencia de algas y protozoos), de la especie de mosquito (el predador mostró una preferencia marcada por larvas de *Ae. aegypti* por sobre *Cx. pipiens* cuando ambas eran ofrecidas en forma conjunta), y de la concentración de larvas presentes (el consumo observado fue de 25 y 16 larvas por día en un volumen de 3 y 100 mL respectivamente). En recipientes experimentales, bajo condiciones seminaturales, en la ciudad de La Plata, partiendo de un número inicial de 20 copépodos en 700 mL de agua, estos fueron capaces

de persistir durante toda la temporada cálida (desde septiembre hasta marzo) e incluso reproducirse. En los recipientes con copépodos se observó mayor actividad de oviposición por parte de *Ae. aegypti* que en los controles, en coincidencia con estudios anteriores en otras regiones. Por otra parte, la presencia de copépodos afectó significativamente la supervivencia de las larvas de *Ae. aegypti*, y se observó una relación inversa entre la abundancia de copépodos y la supervivencia de las larvas de mosquitos. Para densidades de copépodos superiores a 23 individuos por cada 700 mL de agua, el control de los mosquitos fue total (Marti et al., 2004).

Los resultados obtenidos en relación a la capacidad de consumo, tolerancia a la desecación y al agua de recipientes artificiales sugieren que varias de las especies de copépodos estudiadas podrían ser utilizadas para controlar o reducir la proliferación de mosquitos en este tipo de recipientes.

Insecta: en este taxón los que fueron estudiados en Argentina en relación a su capacidad de consumir larvas de mosquitos son Odonata, Heteroptera, Coleoptera y Diptera.

Odonata: a diferencia de los coleópteros y heterópteros mencionados, sólo los estadios inmaduros de los odonatos son acuáticos. Solamente hay un estudio sobre la depredación de larvas de este orden sobre mosquitos inmaduros, realizado para la especie *Ischnura fluvialis* Selys de la familia Coenagrionidae (Campos, 1994). Este predador es frecuente en zanjas de desagüe de la región metropolitana de Buenos Aires caracterizadas por su alto nivel de polución, donde comparte el hábitat principalmente con *Cx. pipiens* y en menor medida con *Cx. dolosus*. El análisis de las heces de individuos capturados en campo mostró que estos predadores tienen un hábito generalista, y entre las presas consumidas se encuentran las larvas de mosquitos, larvas de quironómidos, copépodos, cladóceros, ostrácodos, nemátodos y otros artrópodos que no pudieron ser identificados. Las proporciones de rastros de cada uno de estos tipos de presa variaron entre ambientes acuáticos, hallándose rastros de culícidos en el 19 % de los predadores analizados en un ambiente acuático y en el 9 % de los predadores correspondientes a otro sitio de estudio. Los resultados indican que la tasa de consumo de mosquitos depende de la abundancia relativa de las presas alternativas presentes en el ambiente acuático, en particular de los quironómidos. Estos últimos serían la presa preferida por este predador, probablemente debido a su menor movilidad y hábitos bentónicos. Los resultados del estudio sugieren que este tipo de predador puede ser efectivo solamente en hábitats con una reducida diversi-

dad de presas alternativas (Campos, 1994).

Heteroptera: en este grupo fueron estudiados como predadores de mosquitos en Argentina el belostomátido *Belostoma elegans* Mayr, y los notonéctidos *N. sellata*, *B. fuscipennis*. Las tres especies son frecuentes en los ambientes acuáticos temporarios y permanentes de la región metropolitana de Buenos Aires, y fueron capaces de consumir todos los estadios larvales del mosquito. El estudio comparativo de la capacidad de consumo de los adultos de

estas especies sobre distintos estadios larvales de *Cx. pipiens* (Fig. 2) mostró que el predador de mayor tamaño, *B. elegans*, consumió mayor cantidad de larvas de los últimos estadios, mientras en el otro extremo, *B. fuscipennis* mostró un consumo menor, que fue más alto sobre larvas de segundo estadio (Fischer, *inéd.*). Finalmente *N. sellata*, de tamaño intermedio, mostró consumos intermedios, con mayor eficacia sobre las larvas de segundo y tercer estadio (Fischer *et al.*, 2012).

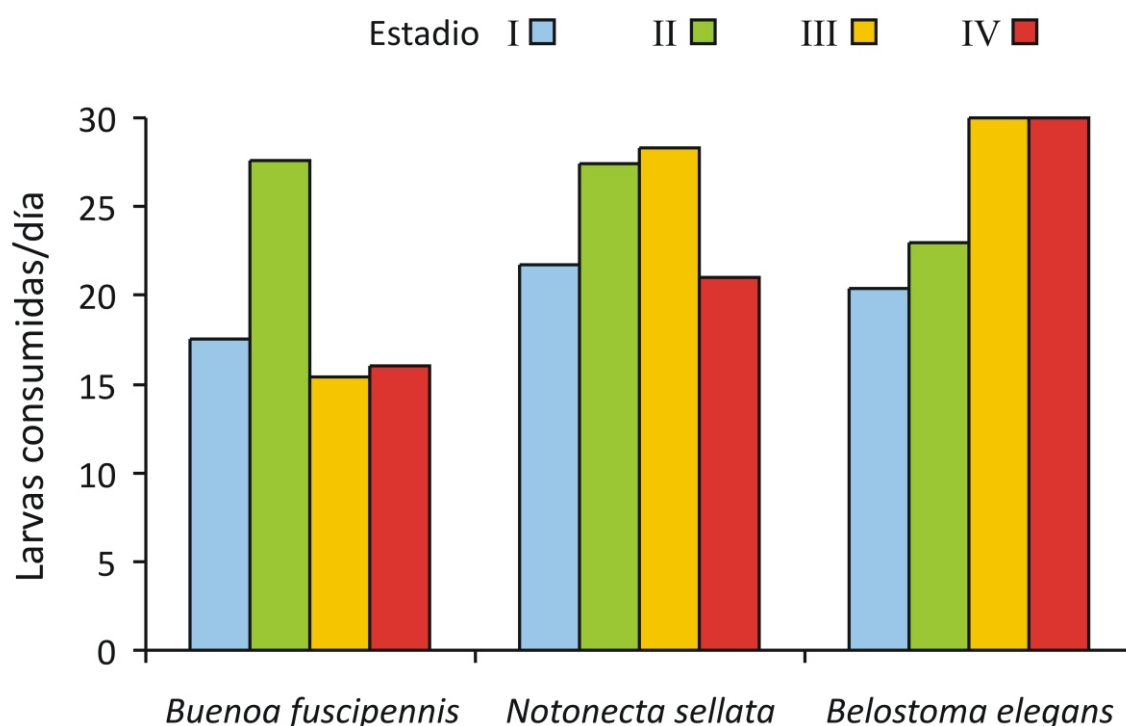


Figura 2: Consumo de tres especies de Heteroptera sobre los distintos estadios de *Cx. pipiens*. I, II, III y IV se refieren a larvas de primer, segundo, tercer y cuarto estadio de los mosquitos consumidos.

Para *B. fuscipennis* se realizaron estudios en laboratorio analizando el efecto de la complejidad estructural del hábitat sobre el comportamiento alimentario de este predador. Si bien en los distintos experimentos se observó una leve reducción en el consumo en presencia de refugios, las diferencias no fueron significativas en la mayoría de los casos. Los resultados mostraron que este predador tiene una respuesta funcional de tipo 2, y que el tipo de respuesta, la tasa de ataque o tiempo de manipulación no varían en presencia o ausencia de refugios para las presas. En un experimento de exposición simultánea a los cuatro estadios larvales y a las pupas, se registró una preferencia por larvas de segundo estadio, seguida por larvas del tercero, y un consumo mínimo de larvas de primer y cuarto estadio. En ningún caso este predador se alimentó sobre las pupas y cuando fue puesto en contacto con

más de un tipo de presas (larvas de mosquito y cladóceros, o larvas de mosquito y larvas de quironómido) en todos los casos consumió ambos tipos de presa. Se registró una preferencia por cladóceros del género *Moina* sp. cuando ésta era la presa alternativa, independientemente de la densidad relativa de ambas presas. En cambio en presencia de larvas de *Chironomus* sp. se observó una preferencia por las larvas de mosquito, que fue algo más alta en ausencia de refugios para las presas. Los resultados sugieren que éste podría ser un agente eficiente de control en hábitats de baja complejidad estructural donde no sean abundantes los cladóceros como presas alternativas (Fischer *et al.*, 2013). Hasta el momento no se evaluó la factibilidad de criar masivamente esta especie. Sin embargo, en la región metropolitana de Buenos Aires *B. fuscipennis* alcanza altas abundancias en ambien-

tes acuáticos artificiales de gran tamaño como tanques australianos o algunas piletas de natación en desuso durante el invierno (Fischer, *inéd.*), que podrían ser utilizados como fuente de individuos si se quisieran efectuar ensayos de control biológico a campo.

Para *N. sellata* se evaluaron los efectos no letales sobre los mosquitos en condiciones de laboratorio. Los resultados mostraron que los individuos de *Cx. pipiens* criados en presencia pero sin contacto tardan aproximadamente dos días más en completar su desarrollo, y que los adultos emergidos son de menor tamaño que los criados en ausencia de predadores. Esto sugiere que además de los efectos letales por consumo considerados en la mayor parte de los estudios, los predadores ejercen otros efectos que pocas veces son cuantificados, y que representarían una reducción adicional en el *fitness* debido al retraso en la reproducción y la producción de individuos más pequeños con menor fecundidad (Fischer *et al.*, 2012).

Coleoptera: entre los coleópteros predadores de mosquitos que fueron estudiados en Argentina se destacan las larvas y adultos de varias especies de la familia Dytiscidae y las larvas de varias especies de la familia Hydrophilidae. Los estudios comparativos del consumo de distintos estadios larvales de mosquitos del género *Culex* por parte de los adultos de *Liodessus* sp. (Fischer, *inéd.*) las larvas de *Tropisternus*

lateralis limbatus (Brullé) (Fischer *et al.*, 2001), y las larvas y adultos de *Rhantus signatus signatus* (Fabricius) (Michat *et al.*, 2001) fueron capaces de depredar sobre todos los estadios larvales de mosquitos (Fig. 3). Entre los predadores analizados los que mostraron menor consumo fueron los adultos de *Liodessus* Guignot, que fueron más efectivos para consumir larvas de segundo estadio, y los de mayor consumo fueron los adultos de *R. s. signatus* con una alta tasa de consumo de todos los estadios aunque algo mayor sobre larvas de segundo estadio. Entre los predadores en estadio larval, se observa un aumento en el consumo entre estadios sucesivos de la misma especie. Las larvas de *T. l. limbatus* de cualquier estadio consumieron preferentemente larvas pequeñas de mosquitos, aunque el consumo fue mayor para los predadores de estadios más avanzados. Además el tamaño de las presas fue aumentando desde un consumo mayor de larvas de primer estadio para las larvas más pequeñas del predador hacia un consumo mayor de larvas de segundo estadio por parte de las larvas más grandes del mismo predador. Un patrón similar se observa para *R. s. signatus*, aunque los estadios más pequeños del predador consumieron predominantemente larvas de mosquitos del segundo estadio, y las larvas más grandes del mismo predador consumieron predominantemente larvas de mosquitos del tercer estadio (Fig. 3).

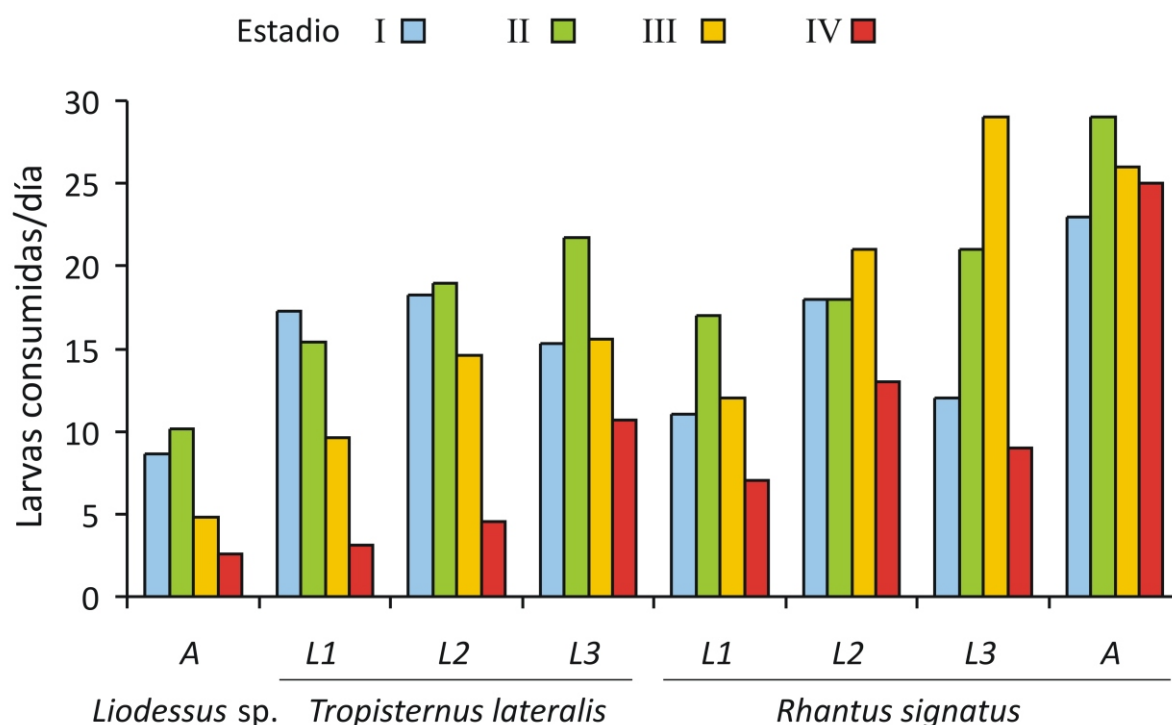


Figura 3: Consumo de larvas y/o adultos de tres especies de Coleoptera sobre los distintos estadios de *Cx. pipiens*. I, II, III y IV se refieren a larvas de primer, segundo, tercer y cuarto estadio de los mosquitos consumidos. Los estados del predador son identificados como A: adulto; y L1, L2, L3: larvas de primer, segundo y tercer estadio respectivamente.

Los estudios sobre el desarrollo larval de los predadores a temperaturas de 22-25 °C mostraron que el desarrollo completo de *T. l. limbatus* dura unos 35 días, de los cuales 17 corresponden a las etapas acuáticas de huevos y larvas (Fischer et al., 2001). Para el mismo rango de temperaturas el desarrollo de *R. s. signatus* duró unos 30 días, de los cuales unos 20 días correspondieron a la etapa acuática de maduración de los huevos y desarrollo de las larvas (Michat et al., 2001).

Otro estudio sobre la respuesta funcional de las larvas de *Tropisternus setiger* Germar (con hábitos similares a los de *T. l. limbatus*) mostró que este predador tiene una respuesta funcional de tipo 2 para cualquiera de las combinaciones de estadios de predador y de presas. Los resultados mostraron que la tasa de depredación aumenta con el tamaño del predador y disminuye con el tamaño de la presa (Balseiro y Fernández, 1992).

Diptera: estudios en laboratorio mostraron que las larvas de *Psorophora ciliata* son predadores de mosquitos inmaduros, consumiendo un promedio de 13 larvas/día. Además a partir de un estudio del contenido estomacal de individuos colectados de charcos temporarios en la región metropolitana de Buenos Aires se comprobó el efectivo consumo por parte de los estadios larvales más avanzados del predador sobre larvas de *Ae. albifasciatus* (Campos et al., 2004).

Peces: las dos especies estudiadas con cierto detalle son *C. decemmaculatus* y *Jenynsia multidentata*. Ambas especies habitan una variedad de hábitats permanentes o temporarios con conexión a ambientes permanentes como charcos, bañados o lagunas (Ferriz et al., 1999). Tienen hábitos alimentarios omnívoros, consumiendo detritos, algas, perifiton, zooplancton, crustáceos e insectos, aunque en proporciones distintas entre ambas especies (Quintans et al., 2009). Para ambas especies se comprobó la capacidad de preda sobre larvas de *Cx. pipiens*, con un consumo de 53 y 63 larvas/día por parte de *C. decemmaculatus* y *J. multidentata* respectivamente (Marti et al., 2006). Estudios posteriores realizados en laboratorio mostraron diferencias en el consumo entre las especies, demostrando una ingesta mayor por parte de *J. multidentata* que de *C. decemmaculatus*, y además que las hembras se alimentan más que los machos. Además el consumo mostró una relación positiva con el tamaño del predador en ambos sexos y especies. Los experimen-

tos también mostraron una preferencia de *C. decemmaculatus* por larvas de *Ae. aegypti* por sobre las de *Cx. pipiens*, si bien hay que considerar que *Ae. aegypti* no coexiste con *C. decemmaculatus* en la naturaleza (Bonifacio et al., 2014). Otros estudios de la alimentación de *C. decemmaculatus* en laboratorio mostraron una preferencia de los peces más chicos por zooplancton de gran tamaño como copépodos o cladóceros, de los peces medianos por larvas de quironómido y de los peces más grandes por cladóceros. En ningún caso la preferencia fue por larvas de mosquitos (Quintans et al., 2010).

Según los estudios realizados, su potencialidad como control de las abundancias de larvas de mosquitos difiere según el tipo de ambiente acuático. Por ejemplo en lagunas someras hipereutróficas de Uruguay el análisis del contenido estomacal mostró que en condiciones naturales solamente *J. multidentata* había consumido mosquitos inmaduros en condiciones naturales y a lo largo de todo el año, mientras *C. decemmaculatus* no había consumido larvas de mosquitos en ninguna oportunidad (Quintans et al., 2009). Estos resultados sumados a la preferencia por otros ítems alimentarios por sobre las larvas de mosquitos llevó a la conclusión de que en este tipo de ambientes no serían adecuados para el control biológico (Quintans et al., 2010). En cambio en hábitat más pequeños con alta abundancia de mosquitos como las zanjas de drenaje urbanas se obtuvieron resultados diferentes. En los alrededores de La Plata, *C. decemmaculatus* estuvo presente en el 62 % de las zanjas estudiadas, y en un 21 % de los casos compartiendo el hábitat con *J. multidentata*. La única especie de mosquito presente en estos ambientes acuáticos fue *Cx. pipiens*, cuyas larvas y pupas estuvieron predominantemente en las zanjas en las que no había peces. La liberación de *C. decemmaculatus* en las zanjas llevó a la reducción gradual de la abundancia de mosquitos inmaduros, alcanzando valores cercanos a cero en 22 semanas en las zanjas donde se sembraron 7 peces/m², en 15 semanas en las zanjas donde se sembraron 13 peces/m² (Tranchida et al., 2010) y en 17 días en las zanjas en que se sembraron 113 peces/m² (Marti et al., 2006). El análisis de los contenidos estomacales de los peces sugiere que éstos fueron la causa de la disminución (Marti et al., 2006), y la presencia de peces y las abundancias despreciables de mosquitos inmaduros persistieron durante dos años posteriores a la siembra (Tranchida et al., 2010).

Tabla 2: Síntesis de los estudios realizados para los distintos taxones de predadores analizados en el presente capítulo. L.: Laboratorio, N: Naturaleza, S: condiciones naturales semi-controladas. En los casos en que se registró preferencia se indica "presa preferida" > "presa menos preferida".

Taxón	Estadio en el cual es predador	Tipo de estudios en Argentina	Alimentación y preferencia alimentaria	Consumo máximo diario	Estrategia para resistir a la desecación	Tipo de hábitat con perspectivas de control
Turbellaria						
<i>Girardia anceps</i>	adulto	L, S	<i>Ae. aegypti</i> = <i>Cx. pipiens</i> . mosquitos: larvas I-II > larvas III-IV	20 larvas/día	huevos de resistencia	recipientes
<i>Bothrosomostoma cf. evelinae</i>	adulto	L	<i>Ae. aegypti</i> = <i>Cx. pipiens</i> . mosquitos: larvas I-II > larvas III-IV	12 larvas/día	no	no resisten desecación
<i>Mesostoma ehrenbergii</i>	adulto	L	<i>Ae. aegypti</i> = <i>Cx. pipiens</i> . mosquitos: larvas I-II-III > larvas IV	4 larvas/día	huevos de resistencia	-
Crustacea: Decapoda						
Decapoda						
<i>Macrobrachium borellii</i>	adulto	L, N	omnívoro	12-38 larvas/día	no	-
<i>Palaemonetes argentinus</i>	adulto	L, N	omnívoro	20 larvas/día	no	-
Copepoda						
<i>Mesocyclops longisetus</i>	adulto	L	mosquitos: larvas I-II > larvas III-IV	14 larvas l/día	huevos de resistencia	recipientes
<i>Macrocyclus albidus</i>	adulto	L	mosquitos: larvas I-II > larvas III-IV	12 larvas l/día	no	no resisten desecación
<i>Acanthocyclops robustus</i>	adulto	L	mosquitos: sólo larvas I-II	6 larvas l/día	huevos de resistencia	recipientes
<i>Metacyclops mendocinus</i>	adulto	L	no se conoce	no se conoce	no se conoce	no fue posible criarlo
<i>Diacyclops uruguayensis</i>	adulto	L	mosquitos: sólo larvas I-II	6 larvas l/día	huevos de resistencia	recipientes
<i>Mesocyclops annulatus</i>	adulto	L, S	protozoos > mosquitos <i>Ae. Aegypti</i> > <i>Cx. pipiens</i> . mosquitos: larvas I-II > larvas III-IV	16-25 larvas l/día	huevos de resistencia	recipientes
Insecta						
Odonata						
<i>Ischnura fluviatilis</i>	larvas	N	predador generalista: quironómidos > mosquitos	no se conoce	dispersión por vuelo de los adultos	hábitats con baja diversidad de presas alternativas
Heteroptera						
<i>Belostoma elegans</i>	ninfas y adultos	L	predador generalista mosquitos: larvas III-IV > larvas I-II	30 larvas/día	dispersión por vuelo de los adultos	-
<i>Notonecta sellata</i>	ninfas y adultos	L	predador generalista mosquitos: larvas II-III > larvas 1-IV	28 larvas/día	dispersión por vuelo de los adultos	-
<i>Buenoa fuscipennis</i>	ninfas y adultos	L	predador generalista cladoceros > mosquitos > quironómidos mosquitos: larvas II > larvas I-III-IV	28 larvas/día	dispersión por vuelo de los adultos	hábitats sin vegetación como piletas de natación en invierno
Coleoptera						
<i>Liodessus sp.</i>	larvas y adultos	L	predador generalista mosquitos: larvas I-II > larvas III-IV	10 larvas/día	dispersión por vuelo de los adultos	-
<i>Tropisternus spp.</i>	larvas	L	predador generalista mosquitos: larvas I-II > larvas III-IV	28 larvas/día	dispersión por vuelo de los adultos	-
<i>Rhantus signatus signatus</i>	larvas y adultos	L	predador generalista mosquitos: larvas II-III > larvas 1-IV	28 larvas/día	dispersión por vuelo de los adultos	-
Diptera						
<i>Psorophora ciliata</i>	larvas	L, N	predador generalista	13 larvas/día	huevos de resistencia y dispersión por vuelo de los adultos	-
Vertebrata: Pisces						
<i>Cnesterodon decemmaculatus</i>	adulto	L, N	omnívoro	53 larvas/día	No tiene	zanjas permanentes

Predadores de mosquitos adultos

Los predadores de mosquitos adultos fueron menos estudiados que los de los estados inmaduros, y la mayoría de las observaciones fueron realizadas en experimentos de laboratorio o en estudios en condiciones naturales o seminaturales con clausuras. Por lo tanto resulta difícil extrapolar el impacto de cada uno de los predadores estudiados sobre las poblaciones de mosquitos en la naturaleza. Se conocen varias especies de Arachnida, Insecta y Vertebrata que depredan mosquitos adultos (Jenkins, 1964).

Jenkins (1964) y Mogi (2007) resumieron el conocimiento reportado por numerosos autores sobre la depredación por arañas pertenecientes a las familias Agelenidae, Araneidae, Linyphiidae, Lycosidae, Nephilidae, Pholcidae, Pisauridae Salticidae, Sparassidae, Tetracnathidae, Theridiidae, Thomisidae, Uloboridae, etc. Teniendo en cuenta que algunas especies de arañas que se alimentan de mosquitos fueron descritas hace menos de quince años, es esperable que el conocimiento en esta área continúe incrementándose en los próximos años.

Entre las arañas frecuentes en el interior de las viviendas, *Akela* sp., *Salticus scenisus* (Clerck) y *Evarcha culicivora* Wesolowska y Jackson (todas de la familia Salticidae), *Theridion rufipes* Lucas (Theridiidae) y *Crossopriza lyoni* (Blackwall) (Pholcidae) fueron identificadas como predadoras eficientes de mosquitos domiciliarios como *Ae. aegypti*, *Cx. pipiens* y *Anopheles gambiae* (Jenkins, 1964; Mogi, 2007).

En las cañas de bambú se observó que una especie de la familia Salticidae (*Paracyrba wanlessi* Zabka y Kovac) y varias especies de la familia Theridiidae capturan con su tela mosquitos adultos que emergen de los internudos (Mogi, 2007).

En experimentos con clausuras realizados en campos de cultivo de arroz se observó que varias especies de la familia Lycosidae, entre ellas *Pirata piraticus* (Clerck), capturan adultos de *Culex tritaeniorhynchus* luego de la emergencia (Takagi et al., 1996).

Laird (1947) menciona que el Tetracnathidae *Meta* sp. captura muchos mosquitos con su tela orbicular dispuesta en posición vertical sobre el pasto que bordea los cuerpos de agua. Dicha tela captura mosquitos recién emergidos y hembras que van a oviponer.

Entre las arañas que construyen sus redes en las puntas de hojas largas verdes como *Hygropoda dolomedes* (Doleschall) y *Dendrolycosa* sp. (familia Pisauridae) los mosquitos constituyeron una fracción del 25 % o 30 % de su dieta respectivamente (Mogi 2007).

Finalmente algunas especies como *Agele-*

nopsis naevia (Walckenaer) (familia Agelenidae) colocan sus redes en recipientes artificiales y cubiertas de automóviles capturando mosquitos adultos cerca del agua. Otras especies como *Heteropoda venatoria* (L.) (familia Sprassidae) capturan los mosquitos directamente sin el uso de redes (Mogi 2007).

Entre los insectos, los odonatos tanto de los subordenes Anisoptera como Zygoptera son los que cuentan con mayor número de especies citadas como predadores de mosquitos adultos, entre los cuales una extensa lista es citada por Jenkins (1964). La mayor cantidad de especies mencionadas por Jenkins proviene del estudio de Bromley (1948), quien menciona que los odonatos son los enemigos insectos más persistentes, con actividad diurna y crepuscular. Este autor cita 24 especies pertenecientes a 17 géneros de odonatos adultos depredando mosquitos adultos, correspondientes a 10 especies de los géneros *Aedes*, *Culex*, *Mansonia* y *Psorophora*. En un estudio más reciente, se observaron a las especies *Pantara hymaneaea* (Say) y *Erythemis collocata* (Hagen), depredando a *Anopheles freeborni* durante la formación de enjambres en condiciones naturales (Yuval y Bouskila, 1993).

Entre los Hemiptera, los Gerridae y los Velidae han sido observados capturando mosquitos sobre la superficie del agua, mientras que los Hydrometridae capturan y se comen a los mosquitos que emergen y que van a oviponer. También se han documentado, especies de Reduviidae depredando mosquitos dentro de las viviendas (Jenkins, 1964) y en los internudos de bambú (Mogi, 2007). Varias familias de Diptera están involucradas en la depredación de mosquitos adultos: Anthomyiidae, Asilidae, Dolichopodidae, Empididae, Muscidae, Ceratopogonidae y Simuliidae (Jenkins, 1964), siendo los Asilidae los más destacados. Solo dos familias de Hymenoptera poseen especies que han sido citadas como predadoras de mosquitos adultos, Formicidae y Vespididae. Otros grupos de menor importancia son los Mantidos, Mecoptera y Coleoptera Staphilinidae (Jenkins, 1964).

Entre los vertebrados, algunos grupos de aves, anfibios, murciélagos y reptiles se encuentran entre los predadores naturales de mosquitos adultos (Jenkins, 1964). Reiskind y Wund (2009) realizaron un experimento en un recinto cerrado para probar la hipótesis de que los murciélagos *Myotis septentrionalis* Trouessart reducen la abundancia de mosquitos, examinando el efecto sobre la actividad de oviposición de las hembras de *Culex* spp. Los resultados mostraron una reducción significativa de la actividad de oviposición en presencia de los murciélagos, que fue atribuida a la depredación directa sobre las hem-

bras y no a cambios en el comportamiento de las mismas.

No se conocen estudios sobre predadores de mosquitos adultos en Argentina.

Consideraciones generales

El inventario de predadores de mosquitos en sus diferentes estados de desarrollo es extenso y abarca una amplia diversidad de taxa; sin embargo, pocas especies fueron efectivas en el control de mosquitos. Las investigaciones fueron mayoritariamente enfocadas hacia el control de los estados inmaduros (principalmente las larvas) debido a que éstos se desarrollan en hábitats relativamente acotados de los cuales no pueden escapar, sumado a que la depredación sobre este estado puede actuar en forma densodependiente, siendo más importante cuando las abundancias de presas son altas. Entre los predadores conocidos, los peces larvívoros fueron los más efectivos en el control de mosquitos que se desarrollan en charcos o en recipientes de gran capacidad, mientras que los copépodos fueron efectivos para el control de las especies de mosquitos que se desarrollan en recipientes de menor tamaño. Contrariamente, pocos fueron los estudios orienta-

dos a evaluar el efecto de los predadores de los huevos y de los mosquitos adultos, a pesar que se conocen muchas especies que depredan sobre ellos.

De los estudios realizados en Argentina, se observa que son pocas las especies conocidas como predadores de las especies de mosquitos nativos, y solo algunos fueron evaluados en condiciones experimentales. Esos estudios han tenido poca continuidad, dejando un vacío de conocimiento en cuanto a los diferentes aspectos que intervienen en la relación predador-presa, y la eficiencia en condiciones de campo. Es evidente que a fin de hallar predadores que puedan implementarse en campañas de control, se requiere intensificar la búsqueda, e identificar las especies que naturalmente depredan sobre las diferentes especies de mosquito, para luego profundizar los estudios de efectividad teniendo presente la complejidad de la interacción predador-presa en distintos contextos ecológicos.

Bibliografía

1. Alvarez Costa A. 2013. Composición taxonómica y funcional de la fauna macroscópica en charcos y lagunas de distinta permanencia en la ciudad de Buenos Aires. Tesis de grado (UBA-FCEN).
2. Bacot A. 1916. Reports on questions connected with the investigations of non-malarial fevers in West Africa. Rep Yellow Fever Comm West Africa. 3: 1-191.
3. Balseiro EG, Fernández LA. 1992. La relación depredador-presa entre larvas de *Tropisternus setiger* (Coleoptera: Hydrophilidae) y *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae): efectos del tamaño del depredador y de la presa. Rev Soc Entomol Argent. 51: 79-85.
4. Beketov MA, Liess M. 2007. Predation risk perception and food scarcity induce alterations of life-cycle traits of the mosquito *Culex pipiens*. Ecol Entomol. 32: 405-410.
5. Berois N, Arezo JM, de Sá RO. 2014. The neotropical genus *Austrolebias*: An emerging model of annual killifishes. Cell Dev Biol. 3: 2.
6. Bonifacio AF, Aun ML, Martori RA. 2014. Caracterización del consumo de larvas de culicidos (Diptera) en dos especies de peces indígenas de la zona central de Argentina. Iheringia Sér Zool. 104: 284-289.
7. Britton RH, Moser ME. 1982. Size specific predation by herons and its effect on the sex-ratio of natural populations of the mosquito fish *Gambusia affinis* Baird and Girard. Oecologia. 53: 146-151.
8. Bromley SW. 1948. Insect predators of mosquitoes. Proc Ent Soc Wash. 50: 235-238.
9. Burnham KD, Baldrige RS, Duhrkopf RE, Vodopich DS. 1994. Laboratory study of predation by *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) on eggs of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). J Med Entomol. 31: 770-771.
10. Buxton PA, Hopkins GHE. 1927. Researches in Polynesia and Melanesia, an account of investigations in Samoa, Tonga, the Ellice group and the new Hebrides in 1924, 1925, Part I-IV. N° 1 Mem Lond Sch Hyg Trop Med.
11. Byttebier B, Fischer S. 2010. Efecto de la predación de huevos de *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) durante el invierno en la Ciudad de Buenos Aires. IV Reunión Binacional de Ecología. Buenos Aires, Argentina. p.330.
12. Campos RE. 1994. Importancia de las larvas de culicidos en la dieta de *Ischnura fluviatilis* Selys (Odonata: Zygoptera) en habitats naturales de los alrededores de La Plata, provincia de Buenos Aires. Rev Soc Entomol Argent. 53: 51-56.
13. Campos RE. 2013. The aquatic communities inhabiting internodes of two sympatric bamboos in Argentinean subtropical forest. J Insect Sci. 13: 93.
14. Campos RE. 2016a. Phytotelmata colonization in bamboo (*Guadua* sp.) culms in northeast Argentina. J Nat Hist. 50: 923-941.
15. Campos RE. 2016b. Aquatic Diptera assemblages in four sympatric *Eryngium* (Apiaceae) phytotelmata in flowering and senescent times. J Nat Hist. 50: 905-921.
16. Campos RE, Lounibos LP. 2000. Life tables of *Toxorhynchites rutilus* (Diptera: Culicidae) in nature in southern Florida. J Med Entomol. 37: 385-392.
17. Campos RE, Fernández LA, Sy VE. 2004. Study of the insects associated with the floodwater mosquito *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae) and their possible predators in Buenos Aires Province, Argentina. Hydrobiologia. 524: 91-102.
18. Campos RE, Fernández LA. 2011. Coleopterans associated with plants that form phytotelmata in subtropical and temperate Argentina, South America. J Insect Sci. 11: 147.
19. Chadee DD, Small GJ. 1991. Egg cannibalism in *Toxorhynchites moctezuma* in Trinidad, West Indies. J Fla Mosq Control Assoc. 62: 20-21.
20. Charles L, Charles K, Rodríguez A, Quiroz H, Martínez D, Solís C, Badii M. 1998. Selectividad de presas de *Laccophilus fasciatus* Aube (Coleoptera: Dytiscidae). Vedalia 5: 47-49.
21. Chesson J. 1989. The effect of alternative prey on the functional response of *Notonecta hoffmanni*. Ecology. 70: 1227-1235.
22. Christophers SR. 1960. *Aedes aegypti* (L.) the yellow fever mosquito: its life history, bionomics and structure. United Kingdom, Cambridge University Press.
23. Collins FH, Washino RK. 1985. Insect predators. En Chapman HC, ed. Biological control of mosquitoes. Am Mosq Control Assoc Bull. 6: 25-41.
24. Collins P. 1998. Laboratory evaluation of the freshwater prawn,

- Macrobrachium borellii*, as a predator of mosquito larvae. Aquat Sci. 60: 22-27.
25. Collins PA, Paggi JC. 1998. Feeding ecology of *Macrobrachium borellii* (Nobili) (Decapoda: Palaemonidae) in the flood valley of the River Paraná, Argentina. Hydrobiologia. 362: 21-30.
 26. Collins P. 1999. Feeding of *Palaemonetes argentinus* (Decapoda: Palaemonidae) from an Oxbow Lake of the Paraná River, Argentina. J Crustacean Biol. 19: 485-492.
 27. Colton TF. 1987. Extending functional response models to include a second prey type: an experimental test. Ecology. 68: 900-912.
 28. Daniels CW. 1901. Reports of the Malaria Commission of the Royal Society, Series. 5: 28-33.
 29. Ellis RA, Borden JH. 1970. Predation by *Notonecta undulata* (Heteroptera: Notonectidae) on larvae of the yellow fever mosquito. Ann Entomol Soc Am. 63: 963-973.
 30. Esteva L, Rivas G, Yang HM. 2007. Assessing the Effects of Parasitism and Predation by Water Mites on the Mosquitoes. TEMA Tend Mat Apl Comput. 8: 63-72.
 31. Ferriz RA, Bentos CA, Gómez SE. 1999. Fecundidad en *Jenynsia lineata* y *Cnesterodon decemmaculatus* (Pisces, Cyprinodontiformes) de la pampasia Argentina. Acta Biol Venezolana. 19: 33-39.
 32. Fischer S, Albarracín MA, Michat M, Burroni N, Marinone MC, Sanchez V, Fontanarrosa MS, Torres P, Perez Loinaze V, Schweigmann N. 2001. Tiempo de desarrollo, supervivencia y predación de *Tropisternus lateralis limbatus* (Coleoptera: Hydrophilidae) en condiciones de laboratorio. I Reunión Binacional de Ecología (XX Reunión Argentina de Ecología y X Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile). p. 107.
 33. Fischer S, Alem IS, De Majo MS, Campos RE y Schweigmann N. 2011. Cold season mortality and hatching behavior of *Aedes aegypti* L. (Diptera: Culicidae) eggs in Buenos Aires City, Argentina. J Vector Ecol. 36: 94-99.
 34. Fischer S, Pereyra D, Fernández L. 2012. Predation ability and non-consumptive effects of *Notonecta sellata* (Heteroptera: Notonectidae) on immature stages of *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae). J Vector Ecol. 37: 245-251.
 35. Fischer S, Zanotti G, Castro A, Quiroga L, Vazquez Vargas D. 2013. Effect of habitat complexity on the predation of *Buenoa fuscipennis* (Heteroptera: Notonectidae) on mosquito immature stages: an alternative prey. J Vector Ecol. 38: 215-223.
 36. Floore TG. 2007. Biorational Control of Mosquitoes Bull. 7. J Am Mosq Control Assoc. 23: 1-329.
 37. Focks DA. 2007. *Toxorhynchites* as biocontrol agents. En: Floore TG, ed. Biorational Control of Mosquitoes Bull. 7. J Am Mosq Control Assoc. 23: 118-127.
 38. Giménez JO, Fischer S, Zalazar L, Stein M. 2015. Cold season mortality under natural conditions and subsequent hatching response of *Stegomyia* (*Stegomyia*) *aegypti* (Culicidae) eggs in a subtropical city of Argentina. J Med Entomol. 72: 879-885.
 39. Giri F, Collins P. 2003. Evaluación de *Palaemonetes argentinus* (Decapoda, Natantia) en el control biológico de larvas de *Culex pipiens* (Diptera, Culicidae) en condiciones de laboratorio. Iheringia, Sér Zool. 93: 237-242.
 40. Gratz NS, Legner EF, Meffe GK, Bay EC, Service MW, Swanson C, Cech JJ, Jr., Laird M. 1996. Comments on "Adverse assessments of *Gambusia affinis*". J Am Mosq Control Assoc. 12: 160-166.
 41. Hechtel LJ, Juliano SA. 1997. Effects of a predator on prey metamorphosis: plastic responses by prey or selective mortality? Ecology. 78: 838-851.
 42. Jenkins DW. 1964. Pathogens, parasites and predators of medically important arthropods. Annotated list and bibliography. Bull World Health Organ. 153 pp.
 43. Juliano SA. 2001. Nonlinear curve fitting: Predation and functional response curves. En: Scheiner S. M. y Gurevitch, J, eds. Design and analysis of ecological experiments. Oxford University Press. New York. 178-196.
 44. Juliano SA, Gravel ME. 2002. Predation and the evolution of prey behavior: an experiment with tree hole mosquitoes. Behav Ecol. 13: 301-311.
 45. Juliano SA. 2007. Population dynamics. En: Floore TG, ed. Biorational Control of Mosquitoes Bull. 7. J Am Mosq Control Assoc. 23: 265-275.
 46. Juliano SA. 2009. Species interactions among larval mosquitoes: context dependence across habitat gradients. Ann Rev Entomol. 54: 37-56.
 47. Kazana M, Machado-Allison CE, Bulla LA. 1983. Preferencias alimentarias de *Toxorhynchites theobaldi* (Diptera: Culicidae). Acta Cient Venezolana 34: 151-158.
 48. Kesavaraju B, Juliano SA. 2004. Differential behavioral responses to water borne cues to predation in two container dwelling mosquitoes. Ann Entomol Soc Am. 97: 194-201.
 49. Kitching RL. 2004. Food webs and container habitats: The natural history and ecology of phytotelmata. United Kingdom. Cambridge University Press.
 50. Laird M. 1947. Some natural enemies of mosquitoes in the vicinity of Palmalmal, New Britain. Trans Roy Soc NZ. 76: 453-476.
 51. Lee DK, Bhatkar AP, Vinson SB, Olson JK. 1994. Impact of foraging red imported fire ants (*Solenopsis invicta*) (Hymenoptera: Formicidae) on *Psorophora columbiae* eggs. J Am Mosq Control Assoc. 10: 163-173.
 52. Legner EF. 1985. Invertebrate predators other than insects. En Chapman HC, ed. Biological control of mosquitoes. Am Mosq Control Assoc Bull. 6: 46-50.
 53. Lewis DJ. 1932. The mosquitoes of Wicken Fen. En: Gardiner JS, ed. The Natural History of Wicken Fen, Parte VI. Cambridge, United Kingdom: Bowes y Bowes.
 54. Linley JR. 1988. Laboratory experiments on factors affecting oviposition site selection in *Toxorhynchites amboinensis* (Diptera: Culicidae), with a report on the occurrence of egg cannibalism. Med Vet Entomol. 2: 271-277.
 55. Linley JR. 1989. Egg cannibalism in *Toxorhynchites r. rutilus*. J Fla Anti-Mosq Assoc. 60: 21-22.
 56. Linley JR, Darting K. 1993. Search behavior associated with egg cannibalism in *Toxorhynchites amboinensis* and *Toxorhynchites rutilus* (Diptera: Culicidae). J Med Entomol. 30: 561-570.
 57. Linley JR, Duzak D. 1989. Egg cannibalism and carnivory among three species of *Toxorhynchites*. J Am Mosq Control Assoc. 5: 359-362.
 58. Lundkvist E, Landin J, Jackson M, Svensson C. 2003. Diving beetles (Dytiscidae) as predators of mosquito larvae (Culicidae) in field experiments and in laboratory tests of prey preference. Bull Entomol Res. 93: 219-226.
 59. Marten, GG. 2007. Turtles. En: Floore TG, ed. Biorational Control of Mosquitoes Bull. 7. J Am Mosq Control Assoc. 23: 221-224.
 60. Marten GC, Reid JW. 2007. Cyclopoid copepods. En: Floore TG, ed. Biorational Control of Mosquitoes Bull. 7. J Am Mosq Control Assoc. 23: 65-92.
 61. Marti GA, Micieli MV, Scorsetti AC, Liljestrom G. 2004. Evaluation of *Mesocyclops annulatus* (Copepoda: Culicidae) as a control agent of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) in Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 99: 535-540.
 62. Marti GA, Azpelicueta MM, Tranchida MC, Pelizza SA, García JJ. 2006. Predation efficiency of indigenous larvivorous fish species on *Culex pipiens* L. larvae (Diptera: Culicidae) in drainage ditches in Argentina. J Vect Ecol. 31: 102-106.
 63. Michat M, Fischer S, Burroni N, Torres P, Fontanarrosa S, Marinone MC, Albarracín MA, Perez Loinaze V, Sanchez V, Schweigmann N. 2001. Predación sobre larvas de *Culex apicinus* y tiempos de desarrollo de *Rhantus signatus* (Coleoptera: Dytiscidae) en condiciones de laboratorio. I Reunión Binacional de Ecología (XX Reunión Argentina de Ecología y X Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile). p. 163.
 64. Micieli MV, Marti G, García JJ. 2002. Laboratory evaluation of *Mesocyclops annulatus* (Wierzejski, 1892) (Copepoda: Cyclopoidea) as a predator of container-breeding mosquitoes in Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 97: 835-838.
 65. Mogi M. 2007. Insects and other invertebrate predators. En: Floore TG, ed. Biorational Control of Mosquitoes Bull. 7. J Am Mosq Control Assoc. 23: 93-109.
 66. Mullen GR. 1975. Acarine Parasites of Mosquitoes: I. A critical review of all known records of mosquitoes parasitized by mites. J Med Entomol. 2: 27-36.
 67. Muzón J, Weigel Muñoz S, Campos, RE. 2009. Description of the bromeliad-dwelling final instar larva of *Leptagrion andromache* Hagen in Selys (Zygoptera: Coenagrionidae). Zootaxa. 2089: 65-68.
 68. Muzón J, Muñoz WS, Campos RE. 2010. The larva of *Mecistogaster amalia* (Odonata: Pseudostigmatidae). Int J Odonatology. 13: 137-144.
 69. Peckarsky BL. 1984. Predator prey interactions among aquatic insects. En: Resh V. H. y D. M. Rosenberg, eds. The ecology of aquatic insects. Praeger. New York. 196-254.
 70. Perez-Serna SM, Quiroz-Martinez H, Ornelas-Nava N, Badii MH, Suarez MF, Rodríguez Tovar ML. 1996. Selectividad de presas de tres depredadores acuáticos de larvas de mosquitos. Southwest Entomol. 21: 471-475.
 71. Quintans F, Scasso F, Loureiro M, Yafe A. 2009. Diet of *Cnesterodon decemmaculatus* (Poeciliidae) and *Jenynsia multidentata* (Anablepidae) in an hypertrophic shallow lake in Uruguay. Iheringia Sér Zool. 99: 99-105.
 72. Quintans F, Scasso F, Defeo O. 2010. Unsuitability of *Cnesterodon decemmaculatus* (Jenyns, 1842) for mosquito control in Uruguay: evidence from food-preference experiments. J Vect Ecol. 35: 333-338.
 73. Quiroz-Martínez H. y Rodríguez-Castro A. 2007. Aquatic insects as predators of mosquito larvae. En: Floore TG, ed. Biorational Control of Mosquitoes Bull. 7. J Am Mosq Control Assoc. 23: 110-117.
 74. Reiskind MH, Wund MA. 2009. Experimental assessment of the impacts of northern long eared bats on ovipositing *Culex* (Diptera: Culicidae) mosquitoes. J Med Entomol. 46: 1037-44.
 75. Rivière F, Thirel R. 1981. La predation du copépode *Mesocyclops leuckarti pilosa* (Crustacea) sur les larves de *Aedes* (*Stegomyia*) *aegypti* et *Ae. (St.) polynesiensis* (Dip.: Culicidae): essais préliminaires d'utilisation comme agent de lute biologique. Entomophaga. 26: 427-

439.

76. Rupp HR. 1996. Adverse assessments of *Gambusia affinis*: An alternative view for mosquito control practitioners. J Am Mosq Control Assoc. 12: 155-166.

77. Russell BM, Kay BH, Shipton W. 2001. Survival of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) eggs in surface and subterranean breeding sites during the northern Queensland dry season. J Med Entomol. 38: 441-445.

78. Samanidou-Voyadjoglou A, Roussis V, Petrakis PV. 2007. Biological control of mosquito populations: An applied aspect of pest control by means of natural enemies. En: Elewa AMT, ed. Predation in Organisms: A Distinct Phenomenon. Springer. Berlin. 123-149.

79. Schreiber, ET. 2007. *Toxorhynchites*. En: Floore TG, ed. Biorational Control of Mosquitoes Bull. 7. J Am Mosq Control Assoc. 23: 129-132.

80. Shaalan EA, Canyon DV, Muller R, Younes MWF, Abdel-Wahab H, Mansour A. 2007. A mosquito predator survey in Townsville, Australia, and an assessment of *Diplonychus* sp. and *Anisops* sp. predatorial capacity against *Culex annulirostris* mosquito immatures. J Vector Ecol. 32: 16-21.

81. Sih A. 1986. Antipredator responses and the perception of danger by mosquito larvae. Ecology. 67: 434-441.

82. Swanson C, Cech JJ Jr., Piedrahita RH. 1996. Mosquitofish: biology, culture, and use in mosquito control. Mosq Vect Control Assoc California, Elk Grove and Univ California, Davis.

83. Takagi M, Sugiyama A, Maruyama K. 1996. Survival of newly emerged

Culex tritaeniorhynchus (Diptera: Culicidae) adults in field cages with and without predators. J Med Entomol. 33: 698-701.

84. Tranchida MC, Maciá A, Brusa F, Micieli MV, García JJ. 2009a. Predation potential of three flatworm species (Platyhelminthes: Turbellaria) on mosquitoes (Diptera: Culicidae). Biol Control. 49: 270-276.

85. Tranchida MC, Micieli MV, Maciá A, García JJ. 2009b. Native argentinean cyclopoids (Crustacea: Copepoda) as predators of *Aedes aegypti* and *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae) mosquitoes. Rev Biol Trop. 57: 1059-1068.

86. Tranchida MC, Pelizza SA, Bisaro V, Beltrán C, García JJ, Micieli MV. 2010. Use of the neotropical fish *Chesterodon decemmaculatus* for long-term control of *Culex pipiens* L. in Argentina. Biol Control. 53: 183-187.

87. Tranchida MC, Pelizza SA, Micieli MV, Maciá A. 2014. Consequences of the introduction of the planarian *Girardia anceps* (Tricladida: Dugesidae) in artificial containers with larvae of the mosquitoes *Aedes aegypti* and *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae) from Argentina. Biol Control. 71: 49-55.

88. Yuval B, Bouskila A. 1993. Temporal dynamics of mating and predation in mosquito swarms. Oecologia. 95: 65-69.

89. Walton WE. 2007. Larvivorous fish including *Gambusia*. En: Floore TG, ed. Biorational Control of Mosquitoes Bull. 7. J Am Mosq Control Assoc. 23: 184-220.